

## Literatur

- BRUNNER, H.; COMAN, B. (1974): The Identification of Mammalian Hair. Melbourne: Inkata Press.
- SHORT, H. L. (1978): Analysis of Cuticular Scales on Hairs using the Scanning Electron Microscope. *J. Mammalogy* **59**, 261–268.
- TOLDT, K. (1935): Aufbau und natürliche Färbung des Haarkleides der Wildsäugetiere. Leipzig: Deutsche Ges. Kleintier- und Pelztierzucht.
- (1912): Beiträge zur Kenntnis der Behaarung der Säugetiere. *Zool. Jb. (Systematik)* **33**, 9–86.
- VOGEL, P.; KÖPCHEN, B. (1978): Besondere Haarstrukturen der Soricidae und ihre taxonomische Deutung. *Zoomorphologie* **89**, 47–56.
- WUSSOW, J. (1968): Das Haarkleid der Bismartrate. Berlin.
- Anschrift der Verfasserin:* MONIKA TRAPP, Zoologisches Institut der Universität Bonn, Poppelsdorfer Schloß, D – 5300 Bonn

## Proteinvariation und Taxonomie in der Gattung *Apodemus* (Mammalia, Rodentia)<sup>1,2</sup>

Von H. GEMMEKE

Zoologisches Institut der Universität Bonn

Eingang des Ms. 28. 2. 1980

### Abstract

*Protein variation and taxonomy in the genus Apodemus (Mammalia, Rodentia)*

Studied were electrophoretic variations of isoproteins in the genus *Apodemus* (*A. sylvaticus*, *A. flavicollis*, *A. mystacinus*, *A. agrarius*) in order to permit a correct determination of questionable specimens and to determine the genic relationship among species in *Apodemus* and among populations in *A. sylvaticus*. Of the eleven gene loci investigated four were completely different between *A. sylvaticus* and *A. flavicollis*, five between *A. sylvaticus* and *A. mystacinus*, nine between *A. sylvaticus* and *A. agrarius*. From genic differences a phenogram of similarity was calculated by cluster analysis of similarity coefficients (ROGERS) that was in accordance with a phenogram based on morphology. Three populations from the European mainland and two insular populations of *A. sylvaticus* were studied by the same method. Correlations between genic similarity and geographic distance were found. Genic variability was lower in the isolated population of the small island of Mellum than in others.

### Einleitung

Biologische Stammbäume wollen die verwandtschaftlichen Beziehungen von Lebewesen in einem hierarchischen System veranschaulichen. In der Vergangenheit wurde der Grad der Verwandtschaft vor allem aus der morphologischen Ähnlichkeit erschlossen. Man setzte voraus, daß die Ähnlichkeit homologer Strukturen die genetische Verwandtschaft widerspiegelt. Mit dem Vergleich homologer Proteine, die wesentlich genauer Rückschlüsse auf

<sup>1</sup> Inaugural-Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der Hohen Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Rheinischen Friedrich-Wilhelm-Universität zu Bonn.

<sup>2</sup> Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

den Genotyp erlauben, da sie unmittelbare Genprodukte darstellen, können die Ergebnisse der morphologischen Klassifikation überprüft und ungeklärte Fragen gelöst werden. In den letzten Jahren hat die Verwendung von Isoproteinen für die Klärung taxonomischer Fragen wie die Schätzung verwandtschaftlicher Abstände oder die Trennung morphologisch ähnlicher Arten auch bei Säugetieren Eingang gefunden (SELANDER et al. 1971; PATTON et al. 1972; BRITTON and THALER 1978; u. a.). Das Verfahren soll hier zur Beantwortung taxonomischer Fragen in der Gattung *Apodemus* (Mammalia, Rodentia) herangezogen werden.

Die Gattung *Apodemus* Kaup, 1829 enthält in Europa fünf zum Teil schwer unterscheidbare Arten, die nach morphologischen Merkmalen eine abgestufte Ähnlichkeit zeigen. Die beiden Arten Wald- und Gelbhalsmaus (*A. sylvaticus* und *A. flavicollis*) ähneln sich so sehr, daß Einzeltiere in bestimmten Arealteilen morphologisch nicht sicher determinierbar sind. Die Frage, ob dies auf Introgression oder zufälliger Ähnlichkeit beruht, wurde ausführlich diskutiert (Übersicht bei NIETHAMMER 1968).

Innerhalb der Gattung *Apodemus* in Europa sollen die beiden Fragen geklärt werden:

1. Welche relative verwandtschaftliche Beziehung besteht zwischen den Arten?
2. Wie können morphologisch schwer bestimmbare Individuen sicher identifiziert werden, um zwischen der Alternative Introgression oder zunehmende Artähnlichkeit zu unterscheiden?

## Material und Methode

Die Mäuse wurden an verschiedenen Orten der Bundesrepublik, in Österreich, Frankreich und Italien in Lebendfallen gefangen und zunächst in Zuchtkäfigen (Makrolon) gehalten. Insgesamt konnten 147 Tiere aus 11 Populationen von 4 Arten von *Apodemus* untersucht werden (Tab. 1).

Tabelle 1

### Herkunft und Anzahl der *Apodemus*-Individuen, die auf Isoproteine untersucht wurden

Art	Anzahl	Population
<i>A. sylvaticus</i>	20	Bonn (Kottenforst)
<i>A. sylvaticus</i>	26	Bad Driburg (Ostwestfalen)
<i>A. sylvaticus</i>	15	Neusiedler See (Österreich)
<i>A. sylvaticus</i>	31	Mellum (Wesermündung)
<i>A. sylvaticus</i>	3	Cevennen (Süd-Frankreich)
<i>A. sylvaticus</i>	3	Chamonix (Süd-Frankreich)
<i>A. sylvaticus</i>	2	Porto Covo (Alentejo, Portugal)
<i>A. sylvaticus</i>	10	Luogosanto (Sardinien)
<i>A. flavicollis</i>	23	Bonn (Kottenforst)
<i>A. mystacinus</i>	2	Mostar (Herzegowina, Jugoslawien)
<i>A. agrarius</i>	12	Bad Driburg (Ostwestfalen)

Zur Lösung der eingangs gestellten Fragen wurden anhand morphologisch einwandfrei bestimmter Tiere artspezifische Isoproteinmuster ermittelt. Morphologisch nicht sicher determinierbare Individuen wurden nach diesen Mustern bestimmt. Die Ermittlung der verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen Arten und Populationen erfolgte durch die Berechnung der Ähnlichkeitskoeffizienten (nach ROGERS 1972) und deren graphische Darstellung im Phänogramm mit Hilfe der „ungewichteten Paargruppenmethode“ (UPGMA-Methode) nach SOKAL and SNEATH (1973).

Die Bestimmung der Arten erfolgte nach den üblichen morphologischen Kriterien (NIETHAMMER und KRAPP 1978). Die Gewebepreparation für die elektrophoretischen Untersuchungen wurde nach den üblichen biochemischen Präparationsmethoden durchgeführt. Als Elektrophoresegel diente Polyacrylamid (PAA) „Cyanogum“ von der Fa. Serva. Insgesamt wurden 16 Genloci, die 12 Enzyme und 3 Strukturproteine kodieren, untersucht. Sie sind in der folgenden Liste mit entsprechenden Arbeiten über beobachtete Allelvariation aufgeführt.

Laktat-Dehydrogenase 1 (LDH<sub>1</sub>), EC 1.1.1.27

Laktat-Dehydrogenase 2 (LDH<sub>2</sub>), EC 1.1.1.27

Malat (NAD)-Dehydrogenase (MDH(NAD)), EC 1.1.1.37, cytoplasmatisch (SHOWS et al. 1970)  
 Malat (NADP)-Dehydrogenase (MDH(NADP)), EC 1.1.1.40, cytoplasmatisch, (SHOWS et al. 1970)  
 NADP-Isocitrat-Dehydrogenase 1 (IDH<sub>1</sub>), EC 1.1.1.42, cytoplasmatisch, (HENDERSON 1968)  
 NADP-Isocitrat-Dehydrogenase 2 (IDH<sub>2</sub>), mitochondrial,  $\alpha$ -Glycerophosphat-Dehydrogenase ( $\alpha$ -GPD), EC 1.1.1.6  
 6-Phosphogluconat-Dehydrogenase (6-PGD), EC 1.1.1.44  
 Glucose-6-Phosphat-Dehydrogenase (G-6-PD), EC 1.1.1.49  
 Hexose-6-Phosphat-Dehydrogenase (H-6-PD), (RUDDLE et al. 1968)  
 Glutamat-Oxalacetat-Transaminase 1 (GOT<sub>1</sub>), EC 2.6.1.1, cytoplasmatisch, (DE LORENZO and RUDDLE 1970)  
 Glutamat-Oxalacetat-Transaminase 2 (GOT<sub>2</sub>), mitochondrial  
 Indophenol-Oxidase (Superoxid-Dismutase) (IPO), EC 1.15.1.1 (BREWER 1967)  
 Albumin (Al)  
 Post-Albumin (PA)  
 Transferrin (Tf) (COHEN 1960)

IDH<sub>1</sub> und IDH<sub>2</sub> wurden mit der kontinuierlichen Elektrophorese nach STEGEMANN (1977) dargestellt, die übrigen Proteine mit der Disk-Elektrophorese nach MAURER (1968) (Gelsystem Nr. 1). Die Trennung der Proteine erfolgte 4 Std. (20 V/cm) anodal, die Färbung der Proteine Al, PA, Tf nach STEGEMANN (1977), die Färbung der Enzyme nach SCHOLL (mdl): IDH<sub>1</sub>, IDH<sub>2</sub>, MDH(NAD), GOT,  $\alpha$ -GPD, LDH<sub>1</sub>, LDH<sub>2</sub>, 6-PGD, nach AYALA (1972): MDH(NADP), nach SHAW and PRASSAD (1970): IPO, nach SELANDER (1971): G-6-PD.

Tabelle 2

## Einige Maße der untersuchten Tiere aus der Gattung Apodemus

Minimum und Maximum jeweils in Klammern unter dem Mittelwert. Die oZr wurden an allen, die übrigen Maße nur an den Tieren der AG 3–5 (Mellum u. Bad Driburg 2–5) nach Felten (1952) gemessen

Herkunft	Kr	n	Hf	n	Cbl	n	oZr	n
<i>A. sylvaticus</i>								
Bonn	86 (80–91)	12	22,5 (22,3–23,8)	12	23,29 (22,2–24,0)	12	3,85 (3,5–4,0)	18
Bad Driburg	90,8 (81–98)	26	21,8 (20,5–23,4)	26	23,10 (22,0–24,4)	26	3,70 (3,4–4,0)	26
Neusiedler See	89,9 (75–95)	9	21,0 (20,0–22,0)	9	22,50 (20,6–24,0)	7	3,60 (3,3–3,9)	15
Mellum	89,9 (80–97)	31	21,8 (20,0–23,5)	31	22,90 (21,5–24,6)	31	3,80 (3,5–4,0)	31
Cevennen	96,7 (94–99)	3	21,3 (20,6–22,4)	3	24,60 (24,2–24,8)	3	3,5 (–)	2
Chamonix	96,0 (94–100)	3	22,8 (22,0–24,1)	3	23,7 (22,9–24,6)	3	3,95 (3,9–4,0)	3
Porto Covo	94 100	2	– 24,3	2	25,3 25,1	2	4,10 3,80	2
Luogosanto	93,8 (90–96)	5	22,3 (21,6–22,9)	5	23,92 (22,9–25,5)	5	3,90 (3,8–4,0)	10
<i>A. flavicollis</i>								
Bonn	100,0 (87–107)	21	24,8 (22,4–26,9)	21	25,4 (22,7–27,3)	21	4,0 (3,8–4,2)	23
<i>A. agrarius</i>								
Bad Driburg	90,3 (75–100)	9	19,1 (17,8–20,0)	9	22,5 (21,1–23,3)	9	3,68 (3,5–3,7)	12
<i>A. mystacinus</i>								
Mostar	118 95	2	26,9 26,0	2	30,0 26,2	2	4,9 4,9	2

## Ergebnisse

## Morphologische Ergebnisse

Die meisten Tiere konnten nach Fellzeichnung und Körpermaßen eindeutig bestimmt werden. In Tab. 2 sind die Extrem- und Mittelwerte der Körper- und Schädelmaße von jeder Art und Population aufgeführt. Sie stimmen gut mit entsprechenden Vergleichswerten aus der Literatur überein (NIETHAMMER und KRAPP 1978).

*A. agrarius* ließ sich auf Grund des schwarzen Aalstrichs, der Supraorbitalleisten am Schädel, fehlender  $t$  3 am  $M^2$  und der kleinen behaarten Ohren gut bestimmen. Die zwei Felsenmäuse waren durch die grauweiße Rückenzeichnung, die weiße Bauchfärbung und die Größe (z. B.  $oZr > 4,5$ ) ausreichend charakterisiert. Nur einige Wald- und Gelbhalsmäuse waren nicht eindeutig der entsprechenden Art zuzuordnen. Die Tiere mit den Nummern 1 und 26 (Tab. 3) besaßen zwar eine typische Gelbhalsmaus-Färbung (runder Kehlfleck, scharfe Flankentrennlinie zwischen Rücken- und Bauchfärbung), jedoch Hinterfußlängen (Hf 23,5 und 22,5 mm), die eher denen von *A. sylvaticus* entsprechen. Dagegen sahen zwei Tiere (Nr. 113 und 135) wie Waldmäuse aus (runder aber verwaschener Kehlfleck). Die Körpermaße allerdings entsprachen eher denen von Gelbhalsmäusen (Nr. 113 Kr 96 mm, Hf 24 mm; Nr. 135 Kr 100 mm, Hf 24,1 mm). Besonders die zwei Mäuse aus Portugal (Nr. 70 und 71) ähnelten im Vergleich zu einheimischen Tieren eher *A. flavicollis*: Fellzeichnung wie bei Gelbhalsmäusen (aber runder Kehlfleck), Kr 94 und 100 mm, Hf 24,3 mm (Hf beim zweiten Tier wegen Beschädigung nicht vorhanden). Da in Süd-Europa *A. sylvaticus* in den Körpermaßen und im Aussehen *A. flavicollis* ähnlicher wird (NIETHAMMER und KRAPP 1978), und außerdem in Portugal, dem Fangland der beiden Mäuse, bisher noch keine Gelbhalsmäuse nachgewiesen werden konnten, wurden beide Tiere zunächst als *A. sylvaticus* eingestuft.

Tabelle 3

Schädelmaße nicht eindeutig bestimmbarer Wald- und Gelbhalsmäuse

Nr.	Kr	Hf	Dia	Fori	uZr	oZr	I <sup>1</sup>
1	95	22,5	7,5	5,4	4,0	3,8	1,55
26	102	23,3	7,4	5,5	4,0	4,0	1,45
70	94	—	6,8	5,9	4,1	4,0	1,60
71	100	24,3	7,0	5,8	4,1	4,1	1,60
113	96	24,0	7,2	5,4	4,0	3,8	1,40
135	100	24,1	6,7	5,3	4,0	3,9	1,45

Zur Klärung der Artzugehörigkeit bestimmter Wald- und Gelbhalsmäuse können die Schädelmaße hinzugezogen werden. Für belgische Tiere hat VAN DER STRAETEN (1976) zwei Diskriminanzfunktionen zur Unterscheidung der Schädel von *A. sylvaticus* und *A. flavicollis* angegeben (hier übernommen von NIETHAMMER und KRAPP 1978).

Wenn Ober- und Unterkiefer vorhanden sind:

$$a. K = -5,05 a + 20,95 b + 36,96 c$$

a: Fori; b: Länge der unteren Molarenreihe (uZr); c: Dicke I<sub>1</sub>

Wenn  $K > 98,7$ , dann *A. flavicollis*,  $K < 98,7$ , dann *A. sylvaticus*.

Wenn nur Oberschädel vorhanden sind:

$$b. K = -11,03 a + 7,486 b + 13,70 c + 27,73 d$$

a: Fori; b: Dia; c: oZr; d: Dicke I<sup>1</sup>.

Wenn  $K > 79,88$ , dann *A. flavicollis*,  $K < 79,88$ , dann *A. sylvaticus*. Die Schädel der nicht eindeutig bestimmten Tiere wurden mit diesen Diskriminanzfunktionen untersucht (Tab. 4).

Tabelle 4

## Diskriminanzfunktionswerte einiger Apodemustiere

	Nr. 1	26	70	71	113	135
K <sub>a</sub>	116,12	111,92	115,44	114,48	107,64	110,45
K <sub>b</sub>	94,31	90,24	85,50	85,10	85,18	88,74

Die errechneten Werte von K<sub>a</sub> sind bei allen Tieren größer als 98,7, die Werte von K<sub>b</sub> größer als 79,88. Da die Grenzwerte von *A. sylvaticus* zu *A. flavicollis* überschritten sind, wären alle Tiere als Gelbhalsmäuse einzustufen. Die Vergleiche der Körpermaße und Fellmerkmale haben aber gezeigt, daß wahrscheinlich nur zwei Mäuse (Nr. 1 und 26) zu *A. flavicollis* gehören. Das Bestimmungsergebnis bleibt damit fraglich. Eine endgültige Klärung soll daher durch den Vergleich von Isoproteinen erreicht werden.

## Biochemische Ergebnisse

## Artbestimmung

Zur Unterscheidung der vier Apodemusarten wurden 10 Proteine, die von 11 Genorten kodiert werden, untersucht. Die unter Standard-Versuchsbedingungen gemessenen elektrophoretischen Mobilitäten der einzelnen Proteine (überwiegend Enzyme) sind in Tab. 5 wiedergegeben. In der Spalte Genotyp stehen unter Proteinlocus jeweils die Allele mit ihren Wanderungstrecken bezogen auf das Allel mit der längsten Strecke (= 100). Die Allelfrequenz gibt an, mit welcher Häufigkeit das Allel des betreffenden Genlocus bei den einzelnen Arten in Erscheinung tritt. Proteine ohne elektrophoretische Variabilität (monomorph) haben die Allelfrequenz 1,00 (100%).

Tabelle 5

## Genetische Variabilität der 4 Apodemusarten

Art	Anzahl Tiere	Genotyp									Allelfrequenz				
		Proteinlocus: Malat(NADP)-Dehydrogenase MDH(NADP)									MDH(NADP)				
		aa	bb	cc	dd	ab	bc	ee	ff	df	a	b	c	d	e
<i>A. sylvaticus</i>	106		105				1					0,99	0,01		
<i>A. flavicollis</i>	23				18				3	2					0,82
<i>A. mystacinus</i>	2	2									1,00				
<i>A. agrarius</i>	12							12							1,0
		Proteinlocus: Malat(NAD)-Dehydrogenase MDH(NAD)									MDH(NAD)				
		aa	bb								a	b			
<i>A. sylvaticus</i>	106	105									1,00				
<i>A. flavicollis</i>	23	23									1,00				
<i>A. mystacinus</i>	2	2									1,00				
<i>A. agrarius</i>	12		12									1,00			

Tabelle 5 (Fortsetzung)

		Genotyp					Allelfrequenz					
		Proteinlocus: Indophenol-Oxidase IPO					IPO					
Art	Anzahl Tiere	aa	bb	cc			a	b	c			
		100	78	61								
<i>A. sylvaticus</i>	106		106					1,00				
<i>A. flavicollis</i>	23			23					1,00			
<i>A. mystacinus</i>	2			2					1,00			
<i>A. agrarius</i>	12		12				1,00					
		Proteinlocus: (NADP) Isocitrat-Dehydrogenase IDH <sub>1</sub>					IDH <sub>1</sub>					
		aa	bb	cc	dd	ee	ce	a	b	c	d	e
		100	89	86	84	78						
<i>A. sylvaticus</i>	106				101	5				0,02		0,98
<i>A. flavicollis</i>	23		23					1,00				
<i>A. mystacinus</i>	2										1,00	
<i>A. agrarius</i>	12		12							1,00		
		Proteinlocus: (NADP)Isocitrat-Dehydrogenase IDH <sub>2</sub>					IDH <sub>2</sub>					
		aa	bb				a	b				
		100	92									
<i>A. sylvaticus</i>	106		106					1,00				
<i>A. flavicollis</i>	23		23					1,00				
<i>A. mystacinus</i>	2		2					1,00				
<i>A. agrarius</i>	12		12						1,00			
		Proteinlocus: $\alpha$ -Glycerophosphat-Dehydrogenase $\alpha$ -GPD					$\alpha$ -GPD					
		aa	bb	cc	dd	ad	a	b	c	d		
		100	97	94	82							
<i>A. sylvaticus</i>	106		1		94	11		0,06				0,94
<i>A. flavicollis</i>	23				23					1,00		
<i>A. mystacinus</i>	2			2						1,00		
<i>A. agrarius</i>	12		12						1,00			
		Proteinlocus: Glutamat-Oxalacetat-Transaminase GOT <sub>1</sub>					GOT <sub>1</sub>					
		aa	bb				a	b				
		100	77									
<i>A. sylvaticus</i>	106		106					1,00				
<i>A. flavicollis</i>	23		23					1,00				
<i>A. mystacinus</i>	2		2					1,00				
<i>A. agrarius</i>	12		12						1,00			
		Proteinlocus: Laktat-Dehydrogenase LDH <sub>1</sub>					LDH <sub>1</sub>					
		aa	bb					a	b			
		100	85									
<i>A. sylvaticus</i>	106		106					1,00				
<i>A. flavicollis</i>	23		23					1,00				
<i>A. mystacinus</i>	2		2					1,00				
<i>A. agrarius</i>	12		12							1,00		

Tabelle 5 (Fortsetzung)

		Genotyp			Allelfrequenz	
Art	Anzahl Tiere	Proteinlocus: Laktat-Dehydrogenase LDH <sub>2</sub>			LDH <sub>2</sub>	
		aa	bb		a	b
		100	60			
<i>A. sylvaticus</i>	106	106			1,00	
<i>A. flavicollis</i>	23	23			1,00	
<i>A. mystacinus</i>	2	2			1,00	
<i>A. agrarius</i>		12			1,00	
		Proteinlocus: 6-Phosphogluconat-Dehydrogenase 6-PGD			6-PGD	
		aa	bb	ab	a	b
		100	91			
<i>A. sylvaticus</i>	106	106			1,00	
<i>A. flavicollis</i>	23	14	2	7	0,76	0,24
<i>A. mystacinus</i>	2	2			1,00	
<i>A. agrarius</i>	12	11	1		0,96	0,04
		Proteinlocus: Albumin Al			Al	
		aa	bb		a	b
		100	96			
<i>A. sylvaticus</i>	106	106			1,00	
<i>A. flavicollis</i>	23	23			1,00	
<i>A. mystacinus</i>	2	2			1,00	
<i>A. agrarius</i>	12	12			1,00	

Tabelle 6

Anzahl der unterschiedlichen Genloci bei 4 Arten der Gattung *Apodemus*

	<i>A. flavicollis</i>	<i>A. mystacinus</i>	<i>A. agrarius</i>
<i>A. sylvaticus</i>	4	5	9
<i>A. flavicollis</i>		5	9
<i>A. mystacinus</i>			10

Aus der Variabilität der untersuchten Proteine sind deutliche Unterschiede zwischen den vier *Apodemus*arten zu erkennen. Tab. 6 gibt die Anzahl der differierenden Genloci wieder. In Abb. 1 sind die Mobilitäten der einzelnen Proteine für jede Spezies zu einem arteigenen Muster graphisch zusammengestellt. Nach diesem Proteinnmuster, das auf morphologisch einwandfrei bestimmten Tieren basiert, können auch morphologisch nicht klar bestimmbar Individuen aus der Gattung *Apodemus* eindeutig der betreffenden Spezies zugeordnet werden.

Die anfangs genannten nicht eindeutig bestimmbar Wald- oder Gelbhalsmäuse wurden so einwandfrei entweder als *A. sylvaticus* oder *A. flavicollis* erkannt. Die Tiere mit den Nummern 1 und 26 sind Gelbhalsmäuse, die mit den Nummern 113, 135 und die beiden Mäuse aus Portugal Nummer 70 und 71 sind Waldmäuse.

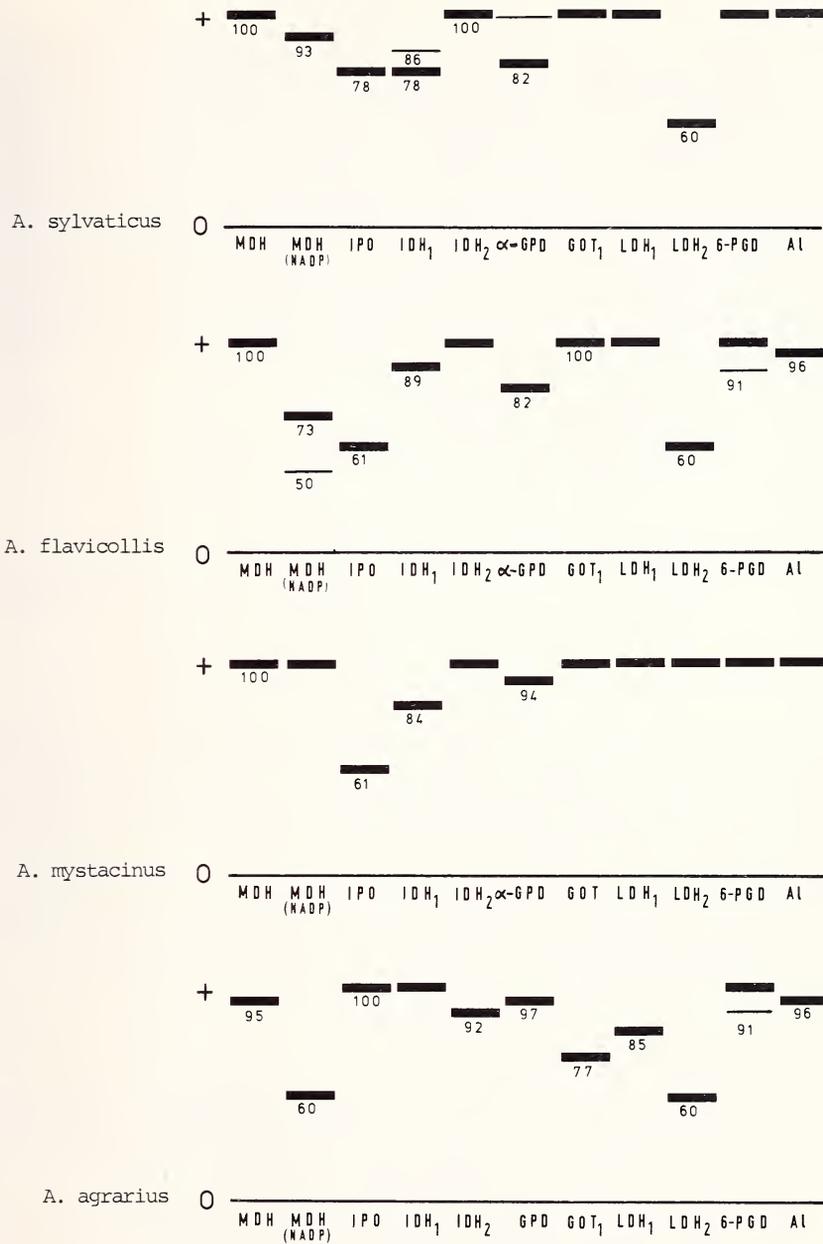


Abb. 1. Isoproteinmuster der 4 *Apodemus*arten

## Genetischer Abstand zwischen den Arten

RIETSCHEL und STORCH (1973/74) weisen auf die auffälligen Abweichungen in den Körpermaßen und Zahnstrukturen von *A. mystacinus* hin und möchten die Felsenmäuse daher in eine eigene Untergattung stellen. Der Vergleich der Isoproteine bringt dies nicht deutlich zum Ausdruck. Während *A. flavicollis* zu *A. sylvaticus* in 4 Genorten differiert, unterscheidet sich *A. mystacinus* zu *A. sylvaticus* nur an 5 Genorten (Tab. 6). Die Felsenmäuse können danach wohl nicht als eigene Untergattung eingestuft werden. Wald- und Brandmaus, die zu verschiedenen Untergattungen gezählt werden, unterscheiden sich hingegen in 9 Genorten.

Zur Bestimmung der Ähnlichkeit müssen aus den vorliegenden Isoproteinunterschieden Abstände berechnet werden. Berücksichtigt man nur interspezifisch stets unterschiedliche Genloci (Tab. 5), so ergibt sich nach der „ungewichteten Paargruppenmethode“ (UPGMA-Methode nach SOKAL and SNEATH 1973), wie sie in der numerischen Taxonomie üblich ist, folgende Reihenfolge:

$$\begin{aligned} A. sylvaticus : A. flavicollis &= 4 \\ A. mystacinus : A. sylvaticus \text{ und } A. flavicollis &= 5 \\ A. agrarius : A. sylv., A. flav., A. mysta. &= 9,3 \end{aligned}$$

Die Abstände lassen sich in einem Phänogramm veranschaulichen (Abb. 2).

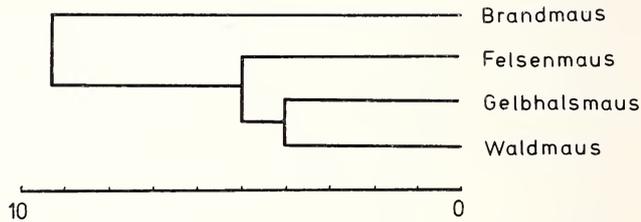


Abb. 2. Phänogramm der 4 *Apodemus*arten, errechnet aus den völlig verschiedenen Genloci nach UPGMA-Clusteranalyse

Den genetischen Unterschied zwischen Populationen beweisen nicht allein die völlig unterschiedlichen Allele. Auch unterschiedliche Frequenzen gleicher Allele tragen hierzu bei. Für die Berechnung der Ähnlichkeit unter Berücksichtigung der unterschiedlichen Allelfrequenzen hat sich der Ähnlichkeitskoeffizient von ROGERS (1972) gut bewährt.

$$D = \frac{1}{L} \sum_{i=1}^L \left[ \frac{1}{2} \sum_{j=1}^{A_i} (P_{ijx} - P_{ijy})^2 \right]^{\frac{1}{2}}$$

L = Anzahl der Genloci

$A_i$  = Anzahl der Allele des i-ten Genortes

$P_{ijx}$  und  $P_{ijy}$  = Frequenz des j-ten Allels am i-ten Genort der Population (Art) x und y.

Die genetischen Abstände D bzw. Ähnlichkeiten I ( $I = 1/D$ ) zwischen den Arten sind in Tab. 7 aufgeführt.

Tabelle 7

Ähnlichkeitsmaße I und Abstandsmaße D zwischen 4 Arten der Gattung *Apodemus*

$I^p$	<i>A. sylvaticus</i>	<i>A. flavicollis</i>	<i>A. mystacinus</i>	<i>A. agrarius</i>
<i>A. sylvaticus</i>		0,351	0,413	0,750
<i>A. flavicollis</i>	0,649		0,457	0,677
<i>A. mystacinus</i>	0,587	0,543		0,837
<i>A. agrarius</i>	0,250	0,323	0,163	

Zwischen *A. sylvaticus* und *A. flavicollis* ist die Ähnlichkeit mit  $I = 0,649$  am größten (völlige Übereinstimmung  $I = 1$ , völlige Nichtübereinstimmung  $I = 0$ ). Mit einem Ähnlichkeitskoeffizienten von  $0,587$  steht *A. mystacinus* in der genetischen Verwandtschaft zu *A. sylvaticus* nur wenig entfernter als *A. flavicollis*. *A. agrarius* ist mit  $I = 0,250$  *A. sylvaticus* am wenigsten ähnlich. Mit Hilfe der Ähnlichkeitskoeffizienten lassen sich die genetischen Abstände zwischen den Arten wiederum in einem Phänogramm veranschaulichen (UPGMA-Methode) (Abb. 3). Gut sichtbar wird der große Unterschied zwischen *A. agrarius* und den 3 übrigen Arten. *A. mystacinus* steht den Arten *A. sylvaticus* und *A. flavicollis* nahe.

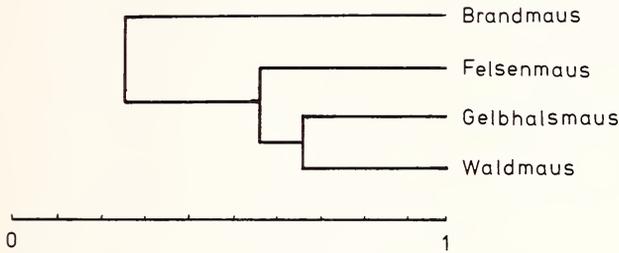


Abb. 3. Phänogramm der 4 *Apodemus*arten, errechnet aus den Ähnlichkeitskoeffizienten nach der UPGMA-Clusteranalyse

#### Innerartliche Variation und Gendrift bei *A. sylvaticus*

Kleine, isolierte Populationen können sich relativ schnell infolge von Gendrift gegenüber den Ausgangspopulationen verändern. Dies sollte auch für Inselformen von *A. sylvaticus* gelten (Mellum, Sardinien). Daher lag es nahe, mit Hilfe der Proteinelektrophorese die Bedeutung der Gendrift für das Genmuster isoliert lebender Waldmäuse zu überprüfen. Für die oben genannten Waldmauspopulationen wurde die Zahl der untersuchten Proteine auf 15 erhöht. Denn je größer die Zahl der variierenden Proteine ist, um so besser werden die Unterschiede zwischen den Populationen sichtbar. Von den 16 Genloci, die diese Proteine kodieren, sind 10 monomorph: MDH(NAD), GOT<sub>1</sub>, GOT<sub>2</sub>, LDH<sub>1</sub>, LDH<sub>2</sub>, G-6-PD, IPO, IDH<sub>2</sub>, 6-PGD, Al. Polymorph in zwei bis fünf Allelen sind 6 Genloci.

Die Ergebnisse der elektrophoretischen Untersuchungen der Waldmauspopulationen sind in Tab. 8 aufgeführt.

Um festzustellen, wie weit Gendrift sich ausgewirkt hat, ist der Polymorphiegrad der Genloci und der Anteil der heterozygoten Genorte ein gutes Maß. Aus vergleichbaren Untersuchungen von isoliert lebenden Populationen anderer Säugetierarten ist bekannt, daß die Zahl ihrer polymorphen Proteine und heterozygoten Tiere stark abnimmt (Avisé et al. 1974; Nevo 1973, 1978). Dies wird unter anderem zurückgeführt auf den Gründereffekt, der besagt, daß nur wenige Tiere mit ihrem spezifischen Genbestand eine genetisch gleiche Population begründen. In Tab. 9 sind Polymorphie und Heterozygotie der einzelnen Populationen wiedergegeben. Der Polymorphiegrad  $P$  ist der Anteil der polymorphen Genloci an der Gesamtzahl der untersuchten Genorte. Die Heterozygotie  $H$  pro Genort und pro Individuum wird bestimmt durch Zählen der heterozygoten Genloci pro Individuum dividiert durch die Anzahl der Genorte (Johnson and Selander 1971).

Die  $H$ - und  $P$ -Werte variieren zwischen den Populationen sehr stark. Das ist darauf zurückzuführen, daß 3 Populationen aus nur maximal 3 Tieren bestehen. Zufallsbedingte Allelauswahl ist dabei nicht auszuschließen. Außerdem stehen 2 Inselformen zum Vergleich, deren  $H$ - und  $P$ -Werte bekanntlich stark abnehmen können.  $H$  variiert bei den großen Festlandspopulationen in den Grenzen von  $0,034$  bis  $0,075$ . Das heißt,  $3,4\%$  der Gen-





20% bis 28% (SELANDER et al. 1971) und *Homo sapiens* 28% (HARRIS and HOPKINSON 1972). Weitere Beispiele mit ähnlichen P-Werten beschreibt NEVO (1978).

Die beiden Inselpopulationen lassen wegen einer möglichen Gendrift sowohl geringe H-Werte als auch P-Werte erwarten. Die Mellummäuse zeigen diesen Effekt sehr deutlich. Der Heterozygotiegrad ist auf Null abgesunken, und der Anteil der polymorphen Genloci liegt mit 6,3% sehr niedrig. Nur einer von 16 Genorten ist polymorph. So fanden AVISE et al. (1974) bei Inselpopulationen von *Peromyscus eremicus* auf kleinen Inseln im Golf von Kalifornien einen Durchschnittswert von  $P = 5,7\%$ . Die sardischen Mäuse unterscheiden sich aufgrund ihrer H- und P-Werte kaum von den Festlandspopulationen. Mit einem Heterozygotiegrad von 3,8 und einem Polymorphiegrad von 18,8 stimmen sie gut mit der Bad Driburger Population überein.

Mit Hilfe der Ähnlichkeitskoeffizienten lassen sich auch genetische Verwandtschaften zwischen Populationen abschätzen (Tab. 10). Die Berechnung der D-Werte erfolgte nach der beschriebenen ROGERS-Formel. Zur Clusterbildung und graphischen Darstellung wurde ebenfalls die erwähnte UPGMA-Methode verwendet.

Tabelle 10

## Ähnlichkeitskoeffizienten (I) und Abstandskoeffizienten (D) der 5 Waldmauspopulationen

I \ D	Bad Driburg	Bonn	Neusiedler See	Luogosanto	Mellum
Bad Driburg		0,03501	0,08369	0,11320	0,03970
Bonn	0,96499		0,06775	0,12988	0,04607
Neusiedler See	0,91631	0,93225		0,08356	0,09876
Luogosanto	0,88680	0,87012	0,91644		0,12354
Mellum	0,96030	0,95393	0,90124	0,87646	

Da die Ähnlichkeitskoeffizienten zwischen den Populationen so geringe Unterschiede zeigen, läßt die bildliche Darstellung im Phänogramm die Verhältnisse besser erkennen (Abb. 4).

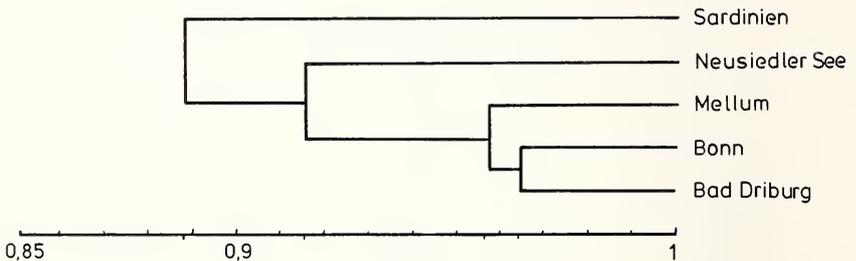


Abb. 4. Phänogramm der 5 Waldmauspopulationen, errechnet aus den Ähnlichkeitskoeffizienten nach der UPGMA-Clusteranalyse

Durch die Clusterbildung nach der UPGMA-Methode werden Gruppen näher verwandter Populationen gut sichtbar. Die drei deutschen Populationen von Bonn, Bad Driburg und Mellum zeigen eine enge genetische Verwandtschaft. Die Tiere vom Neusiedler See und aus Sardinien stehen zu dieser Gruppe relativ weit entfernt. Sie bilden keine eigene Gruppe, da sie auch untereinander eine geringe Ähnlichkeit aufweisen. Die beiden Populationen aus Süd-Frankreich und die Population aus Portugal wurden in dieser Berechnung wegen der geringen Individuenzahl nicht berücksichtigt. Die Allelfrequenzen kleiner Stichproben weichen mit großer Wahrscheinlichkeit beträchtlich von den Frequenzen ihrer Grundgesamt-

heit ab und vermitteln daher kein zutreffendes Bild der Population. Entsprechend unrichtig sind auch darauf basierende Ähnlichkeitsberechnungen.

## Diskussion

Die Gliederung der Gattung *Apodemus* in drei Untergattungen nach ZIMMERMANN (1962) wird heute allgemein anerkannt. Westeuropa wird danach nur von der *Sylvaemus*-Gruppe mit ihren 4 Arten (*A. sylvaticus*, *A. flavicollis*, *A. microps*, *A. mystacinus*) und den im west- und ostpaläarktischen Areal verbreiteten *A. agrarius* besiedelt. Die morphologischen Merkmale der Untergattungen sind eindeutig. Schwierigkeiten ergeben sich aber in der richtigen Beurteilung der Arten. Brand- und Felsenmaus sind nach den äußeren Kennzeichen gut zu erkennen. Dagegen kommt es häufig zu Verwechslungen zwischen Wald- und Gelbhalsmaus. Auf dem Kontinent nimmt die Größe der Schädel- und Körpermaße von *A. sylvaticus* klnal von Norden nach Süden zu, so daß sie in Südeuropa der Gelbhalsmaus sehr ähnlich wird (NIETHAMMER und KRAPP 1978). AMTMANN (1965), BOTHSCHAFTER (1963) und WITTE (1964) glaubten daher in dem Säugetier-Artenpaar *A. sylvaticus* und *A. flavicollis* ein typisches Beispiel für das Vorkommen von Introgression gefunden zu haben. Nachdem NIETHAMMER (1969) in umfangreichen Untersuchungen an angeblichen Bastardpopulationen von Wald- und Gelbhalsmaus das Muster der Merkmalsausprägung auch ohne die Annahme von Introgression deuten konnte, stand der Nachweis aus, daß in den fraglichen Populationen beide Arten tatsächlich unvermischt existieren. Aus diesem Grunde wurde hier eine Artcharakterisierung mit Hilfe von Isoproteinen versucht. Bei amerikanischen Kleinsäugetern konnten mit dieser Methode eindeutige Ergebnisse erzielt werden (PATTON et al. 1972). ENGEL et al. (1973) haben so *A. sylvaticus* und *A. flavicollis* im Freiburger Raum identifizieren können. Die Untersuchungen sind allerdings unbefriedigend, da weder eine morphologische Bestimmung der Tiere erfolgte, noch die Unterschiede der Eiweiße in ihren Isoallelen deutlich werden. Für die richtige Beurteilung und Anwendung der elektrophoretischen Methode ist das besonders wichtig. Genloci können in ihren Allelen mutieren, wodurch Proteine mit unterschiedlichen Mobilitäten sichtbar werden. Deshalb gibt es auf dem Elektrophoresegel keine festgelegten Positionen von artigen Proteinen. Bei umfangreichem Material können Isoallele auftreten, die zufällig mit den Allelen der anderen Art übereinstimmen und umgekehrt. So soll nach ENGEL et al. (1973) z. B. 6-PGD bei Wald- und Gelbhalsmaus identisch sein. Aus den hier durchgeführten Untersuchungen geht jedoch hervor (Tab. 5), daß zwar die meisten Tiere 6-PGD<sup>a</sup> aufweisen, zwei Gelbhalsmäuse aber nur das Allel 6-PGD<sup>b</sup> mit deutlich unterschiedlicher Wanderungstrecke. Die Gefahr einer Fehlinterpretation ist besonders dann gegeben, wenn nur ein Protein zum Artvergleich herangezogen wird (so DEBROT und MERMOD 1977). Zuvor festgestellte Proteinunterschiede bzw. Proteinübereinstimmungen zwischen den Arten ändern sich dann. Das Problem kann nur gelöst werden, wenn viele Proteine zum Vergleich herangezogen werden (Abb. 4). Innerartliche Variation einzelner Eiweiße sind dabei die Regel. Sie verändern das Grundmuster der Art nur wenig. Es ist sehr unwahrscheinlich, daß mehrere Allele der einen Art zugleich so mutieren, daß sie mit den Allelen der anderen Art übereinstimmen.

Zuvor wurde darauf hingewiesen, daß die elektrophoretische Methode nur bei zuerst morphologisch definierten Tieren sinnvoll ist. Von den 11 untersuchten Genloci sind 9 unterschiedlich zwischen *A. sylvaticus* und *A. agrarius*. Das zeigt, daß bereits beim Vergleich verwandter Arten das Ende der Skala der Unterschiedlichkeit schon fast erreicht ist, und daß beim Einbeziehen weiter entfernt stehender Arten keine sehr viel größeren Unterschiedsdifferenzen mehr möglich sind. Daher können nur nah verwandte Arten untersucht werden. Der Einsatz des Isoproteinvergleichs hat zwar den Vorteil, daß die genetische Unterschiedlichkeit genauer geschätzt wird, da Proteine in der Kette der Merkmalsausprägung vom Gen zum Phän den ersten Schritt der Genwirkung darstellen. Die Gefahr der Überbewertung

von Isoproteinen liegt in der Anwendung auf höhere Kategorien. Morphologische Unterschiede, an deren Ausprägung häufig sehr viele Gene beteiligt sind, können unter Umständen einen wesentlich größeren Bereich genetischer Verschiedenheit widerspiegeln als einige Proteine. Ihr Vergleich bringt die genetische Verwandtschaft zwischen Gattungen, Familien und Ordnungen daher besser zum Ausdruck. Biochemische Merkmale ergänzen morphologische Merkmale, ohne diese jedoch zu ersetzen. Bevor Tiere der Gattung *Apodemus* mit Hilfe von Isoproteinen auf ihre Art überprüft werden, müssen sie morphologisch als *Apodemus* erkannt werden.

In der *Sylvaemus*-Gruppe fällt *A. mystacinus* wegen der relativ großen Körper- und Schädelmaße besonders auf (Tab. 2). Man ist daher geneigt, sie in eine eigene Untergattung zu stellen. RIETSCHEL und STORCH (1973/74) begründen dies zusätzlich mit Besonderheiten in den Zahnstrukturen und Schädelknochen. Der Vergleich der Isoproteine läßt keine auffälligen Abweichungen bei den Felsenmäusen erkennen. Während *A. flavicollis* zu *A. sylvaticus* 4 unterschiedliche Genloci aufweist, unterscheidet sich *A. mystacinus* nur in 5 (Tab. 6). *A. agrarius*, die eine eigene Untergattung bildet, weicht in 9 von 11 Genloci ab. Da auch bei nicht durchgehend verschiedenen Genloci unterschiedliche Allelfrequenzen genetische Unterschiedlichkeit bedeuten, ergeben die Vergleiche unter Einbeziehung der Allelfrequenzen ein genaueres Bild über den genetischen Abstand der Arten als allein die Vergleiche der Proteine. Die numerische Taxonomie kennt mehrere Verfahren, die mit Hilfe der Allelfrequenzen die genetische Nähe von Arten oder Populationen berechnet. Man geht davon aus, daß z. B. zwei Arten um so näher miteinander verwandt sind, je mehr gleiche Allele sie besitzen und ihre Frequenzen in den einzelnen Arten übereinstimmen. Der hier gewählte Abstandskoeffizient  $D$  bzw. Ähnlichkeitskoeffizient  $I$  nach ROGERS ist von vielen Autoren für ähnliche Fragestellungen eingesetzt worden. Das von den  $I$ -Werten (Tab. 4) berechnete Phänogramm läßt keine andere Stellung der Arten zueinander erkennen, als der Vergleich der Genorte gezeigt hat. Das Ergebnis der Abstandsschätzung aufgrund der Isoproteine stimmt gut mit der Vorstellung über die abgestufte Verwandtschaft der 4 Arten nach morphologischem Vergleich überein.

Wenn hier von Berechnen und Bestimmen der genetischen Verwandtschaft gesprochen wird, so bedeutet das mehr ein Schätzen von genetischen Abständen. Zehn, zwanzig oder hundert untersuchte Genloci stellen nur einen geringen Teil des Genoms dar. Ihre zufällige Auswahl soll aber repräsentativ für die Gesamtheit aller Genloci stehen. Von den Verhältnissen in Teilen wird auf die Gesamtheit geschlossen. Zahlreiche Untersuchungen an Pflanzen und Tieren bestätigen die Berechtigung dieses Vorgehens (NEVO 1978). Panmiktische und genetisch isolierte Populationen weisen vergleichbare Werte für den Anteil polymorpher Genloci und heterozygoter Tiere auf. Der Polymorphiegrad  $P$  und der Heterozygotiegrad  $H$  geben einen Einblick, wie weit sich der Genotyp eines Taxons allein durch Selektion ändern kann.

Eine Veränderung des Allelbestandes ist dann zu erwarten, wenn die ökologischen Bedingungen sich grundlegend ändern oder Populationen genetisch isoliert werden. Durch den Gründereffekt können außergewöhnliche Allele im Genpool zufällig rasch angereichert werden. Morphologisch wird das häufig in besonders auffälligen Körpermaßen oder Farbmustern sichtbar. Bei Kleinsäugetern kann man auf kleinen Inseln oft eine signifikante Größenzunahme der Tiere beobachten (KAHMANN und NIETHAMMER 1971; FELTEN und STORCH 1970). Mit Hilfe der Isoproteinvariation ist es möglich zu prüfen, wieweit Gendrift sich bei Inselpopulationen auswirkt. Möglicherweise kann auch eine Beziehung zwischen Inselgröße, Besiedlungszeit und der Genotypvariation deutlich gemacht werden. Als Beispiel wurde die Waldmauspopulation der Insel Mellum gewählt. Dort befindet sich auf ca. 1 km<sup>2</sup> eine seit 40 Jahren isolierte Population. Neben einer häufig zu beobachtenden Alveolenreduktion konnten keine auffallenden morphologischen Abweichungen zu Festlandstieren festgestellt werden. NAUROZ (mdl.) fand nur 4 Tiere mit Farbvariationen. Der Vergleich der Isoproteine zeigt einen geringen  $P$ - und  $H$ -Wert, was auch schon bei anderen Inselmäu-

sen beobachtet wurde (AVISE et al. 1974). Qualitativ unterschiedliche Isoproteine mit auffälligen, spezifischen Allelen kommen nicht vor (Tab. 8).

Die Veränderung des Genotyps kann daher besser über den Vergleich der Ähnlichkeitskoeffizienten geschätzt werden. Dabei werden sowohl die geringe Polymorphie der Genloci als auch besondere Allele entsprechend bewertet. Das Phänogramm der I-Werte aller Waldmauspopulationen macht deutlich, daß die beiden deutschen Festlandpopulationen von Bonn und Bad Driburg sich genetisch am nächsten stehen. Nicht weit entfernt davon steht die Inselpopulation von Mellum. Das zeigt, wie wenig der Genotyp dieser Population sich geändert hat gegenüber den Festlandpopulationen. Es liegt jeweils das Allel vor, welches bei den Festlandtieren das Hauptallel ist (Tab. 8). Die geringe Isolation von 40 Jahren und der Zufall, daß durch die Gründertiere wahrscheinlich keine außergewöhnlichen Allele in die Population eingebracht wurden, gibt ihr kein besonderes Genmuster. Bei einer sehr viel längeren Isolationszeit und einem völlig anders gearteten Lebensraum wäre die Stabilisierung abweichender Allele eher zu erwarten. Die geringen P- und H-Werte bei den Mellumtieren zeigen, daß Gendrift sich trotzdem ausgewirkt hat. Bei der Inselpopulation von Sardinien dagegen sind weder morphologisch besondere Merkmalsvariationen noch geringe P- und H-Werte zu finden. Das deutet auf seine Korrelation von Inselgröße und Gendrift hin. Je größer die Insel oder allgemein das genetische Isolat, desto eher findet man genetische Verhältnisse wie in panmiktischen Populationen, deren Genpool von Vielfalt gekennzeichnet ist.

Die verwandtschaftliche Nähe der Festlandpopulationen zueinander spiegelt sich im Phänogramm der fünf größeren Populationen wider (Abb. 4). Auffällig ist der relativ große Unterschied der Mäuse vom Neusiedler See zu den übrigen Festlandtieren. Die sardischen Mäuse stehen genetisch zwar noch ferner, aber ihre geographische Entfernung ist dafür auch beträchtlich. Das bestätigt Überlegungen, wonach Populationen, die im Zentrum eines Besiedlungsgebietes leben bzw. geographisch nicht weit voneinander entfernt sind, sich genetisch ähnlich sind und deshalb auch ein ähnliches Proteinstmuster aufweisen. Bei ihnen ist ständiger Genfluß möglich, so daß neue Allele nur selten nachweisbar sind. Bei weiter entfernten Populationen oder Randpopulationen ist der Genaustausch zu den Zentralpopulationen erschwert oder ganz unterbrochen. Isolation, geringe Populationsdichte oder Areal- und Klimaunterschiede begünstigen die Stabilisierung neuer Allele. Zwischen Ähnlichkeit und Entfernung läßt sich daher häufig eine direkte Beziehung herstellen. Vergleicht man die Entfernungen (in km Luftlinie) zwischen den 5 Populationen (Abb. 5) mit den Ähnlichkeitskoeffizienten (Abb. 4), so wird die Übereinstimmung gut sichtbar.

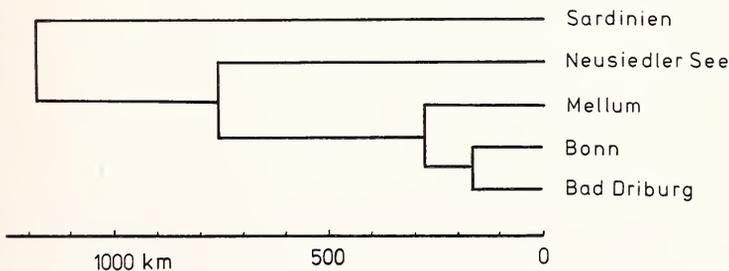


Abb. 5. Phänogramm der 5 Waldmauspopulationen, errechnet nach der UPGMA-Clusteranalyse unter Verwendung der geographischen Entfernungen anstelle von Ähnlichkeitskoeffizienten

## Danksagung

Herrn Prof. Dr. J. NIETHAMMER danke ich für die Überlassung des Themas, für die hilfreiche Betreuung der Arbeit und für die Beschaffung von Versuchstieren, die mir auch Herr Dr. R. HUTTERER, Bonn, Herr Dr. H. ENGELS, Coimbra, und Herr Dr. H.-J. PELZ, Münster, dankenswert zur Verfügung gestellt haben. Für gute Ratschläge zu den elektrophoretischen Arbeiten danke ich Herrn Prof. Dr. H. P. MÜLLER, Bonn, Herrn Prof. Dr. A. SCHOLL, Bern, und Herrn Prof. Dr. H. STEGEMANN, Braunschweig.

## Zusammenfassung

Die morphologisch zum Teil schwer unterscheidbaren 4 Arten der Gattung *Apodemus*: *A. sylvaticus*, *A. flavicollis*, *A. mystacinus* und *A. agrarius* wurden mit Hilfe des Isoproteinvergleichs eindeutig charakterisiert. Von 11 untersuchten Genloci waren zwischen *A. sylvaticus* und *A. flavicollis* vier, zwischen *A. sylvaticus* und *A. mystacinus* fünf, und zwischen *A. sylvaticus* und *A. agrarius* neun unterschiedlich. Über den Vergleich der Allelfrequenzen mit Hilfe des Ähnlichkeitskoeffizienten nach ROGERS (1972) ließen sich die genetischen Abstände zwischen den Arten schätzen. Dadurch konnte die taxonomische Gliederung der Gattung nach ZIMMERMANN (1962) bestätigt werden. Weiterhin wurden drei Waldmausp Populationen des europäischen Festlandes und zweier Inseln nach derselben Methode auf ihre genetische Verwandtschaft untersucht. Eine Korrelation zwischen genetischer Ähnlichkeit und geographischer Nähe der Populationen konnte festgestellt werden. Der Isoproteinvergleich ließ außerdem den Einfluß von Gendrift auf Inselpopulationen erkennen. Bei Tieren der Insel Mellum (ca. 1 km<sup>2</sup>) wurde Gendrift durch den geringen Polymorphiegrad der Genloci (P) und durch den geringen Heterozygotiegrad der Tiere (H) sichtbar. Die Population von Sardinien dagegen unterschied sich auf Grund ihrer H- und P-Werte kaum von den Festlandspopulationen.

## Literatur

- AMTMANN, E. (1965): Biometrische Untersuchungen zur introgressiven Hybridisation der Waldmaus (*Apodemus sylvaticus* Linné, 1758) und der Gelbhalsmaus (*Apodemus tauricus* Pallas, 1811). Z. zool. Syst. Évolut.-forsch. 3, 103–156.
- AVISE, J. C.; SMITH, M. H.; SELANDER, R. K.; LAWLOR, T. E.; RAMSEY, P. R. (1974): Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. V. Insular and mainland of the subgenus *Haplomylomys*. Syst. Zool. 23, 226–238.
- AYALA, F. J.; POWELL, J. R.; TRACEY, M. L.; MOURAO, C. A.; PEREZ-SALAS, S. (1972): Enzyme Variability in the *Drosophila willistoni* group. IV. Genic variation in natural populations of *Drosophila willistoni*. Genetics 70, 113–139.
- BOTHSCHAFTER, E. (1963): Biometrische Untersuchungen an Gelbhalsmäusen (*Apodemus tauricus* Pallas, 1811) und Waldmäusen (*Apodemus sylvaticus* Linné, 1758) aus dem Bayerischen Wald. Säugetierk. Mitt. 11, Sonderh. 2, 1–47.
- BREWER, G. J. (1967): Achromatic region of tetrazolium stained starch gels: Inherited electrophoretic variation. Am. J. Hum. Gen. 19, 674–680.
- BRITTON, J.; THALER, L. (1978): Evidence for the presence of two sympatric species of mice (genus *Mus* L.) in southern France based on biochemical genetics. Biochem. Gen. 16, 213–225.
- COHEN, B. L. (1960): Genetics of plasma transferrin in the mouse. Genet. Res. Camb. 1, 431–438.
- DEBROT, S.; MERMOD, C. (1977): Chimiotaxonomie du genre *Apodemus* Kaup, 1829 (Rodentia, Muridae). Revue Suisse de Zoologie 84, 521–526.
- LORENZO, R. J. DE; RUDDLE, F. H. (1970): Glutamat oxalacetat transaminase (GOT) genetics in *Mus musculus*: Linkage, polymorphism, and phenotypes of the GOT-1 and GOT-2. Loci. Biochem. Gen. 4, 259–273.
- ENGEL, W.; VOGEL, W.; VOICULESCU, I.; ROPERS, H.-H.; ZENZES, M. T.; BENDER, K. (1973): Cytogenetic and biochemical differences between *Apodemus sylvaticus* and *Apodemus flavicollis*, possibly responsible for the failure to interbreed. Comp. Biochem. Physiol. 44 B, 1165–1173.
- FELTEN, H. (1952): Untersuchungen zur Ökologie und Morphologie der Waldmaus (*Apodemus sylvaticus* L.) und der Gelbhalsmaus (*Apodemus flavicollis* Melchior) im Rhein-Main-Gebiet. Bonn. Zool. Beitr. 3, 187–367.
- FELTEN, H.; STORCH, G. (1970): Kleinsäuger von den italienischen Mittelmeer-Inseln Pantelleria und Lampedusa (Mammalia). Senckenbergiana biol. 52, 381–392.
- HARRIS, H.; HOPKINSON, D. (1972): Average heterozygosity in man. J. Hum. Genet. 36, 9–20.
- HENDERSON, N. S. (1965): Isozymes of isocitrat dehydrogenase: subunit structure and intracellular location. J. Exp. Zool. 158, 263–274.
- JOHNSON, E. W.; SELANDER, R. K. (1971): Protein variation and systematic in kangaroo rats (genus *Dipodomys*). Syst. Zool. 20, 377–405.

- KAHMANN, H.; NIETHAMMER, J. (1971): Die Waldmaus (*Apodemus*) von der Insel Elba. *Senckenbergiana biol.* **52**, 381–382.
- MAURER, R. (1968): Disk-Elektrophorese. Berlin: Walter de Gruyter und Co.
- NEVO, E. (1978): Genetic variation in natural populations: pattern and theory. *Theoretical Population Biology* **13**, 121–177.
- NEVO, E.; KIM, Y. J.; SHAW, CH. R.; THAELER, jr., CH. S. (1973): Genetic variation, selection and speciation in *Thomomys talpoides* pocket gophers. *Evolution* **28**, 1–23.
- NIETHAMMER, J. (1969): Zur Frage der Introgression bei den Waldmäusen *Apodemus sylvaticus* und *A. flavicollis* (Mammalia, Rodentia). *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* **7**, 77–127.
- NIETHAMMER, J.; KRAPP, F. (1978): Handbuch der Säugetiere Europas. Wiesbaden: Akademische Verlagsges.
- PATTON, J. L.; SELANDER, R. K.; SMITH, M. H. (1972): Genic variation in hybridizing populations of gophers (genus *Thomomys*). *Syst. Zool.* **21**, 263–270.
- RIETSCHEL, S.; STORCH, G. (1973/74): Außergewöhnlich erhaltene Waldmäuse (*Apodemus atavus* Heller, 1963) aus dem Ober-Pliozän von Willershäusen am Harz. *Senckenbergiana lethaea* **54**, 491–519.
- ROGERS, J. S. (1972): Measure of genetic similarity and genetic distance. *Studies in Genetics VII*. Univ. Tex. Publ. **7213**, 145–153.
- RUDDLE, F. H.; SHOWS, TH. B.; RODERICK, TH. H. (1968): Autosomal control of an electrophoretic variant of glucose-6-phosphat dehydrogenase in the mouse (*Mus musculus*). *Genetics* **58**, 599–606.
- SELANDER, R. K.; GRAINGER, W. H.; YANG, S. Y. (1969): Protein polymorphism and genetic heterozygosity in two european subspecies of the house mouse. *Evolution* **23**, 379–390.
- SELANDER, R. K.; SMITH, M. H.; YANG, S. Y.; JOHNSON, W. E.; GENTRY, G. B. (1971): Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. I. Variation in the old-field mouse (*Peromyscus polionotus*). Univ. Tex. Publ. **7103**, 49–90.
- SHAW, CH. R.; PRASAD, R. (1970): Starch gel electrophoresis of Enzymes – a compilation of recipes. *Biochemical Genetics* **4**, 297–320.
- SHOWS, TH. B.; CHAPMAN, V. M.; RUDDLE, F. H. (1970): Mitochondriale malat dehydrogenase und malic enzyme: mendelian inherited electrophoretic variants in the mouse. *Biochem. Gen.* **4**, 707–818.
- SOKAL, R. R.; SNEATH, P. H. A. (1973): Principles of numerical taxonomy. San Francisco: W. H. Freeman.
- STEGEMANN, H. (1977): Elektrophorese und Fokussieren in Platten. Rundschreiben.
- STRAETEN, E. VAN DER (1976): Maatgegevens van *Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758) en *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) in België. *Lutra* **18**, 15–22.
- WITTE, G. (1964): Introgression bei *Apodemus flavicollis* und *A. sylvaticus*. Biometrische Untersuchungen an *Apodemus*-Populationen des Monte-Gargano (Süditalien). *Bonn. Zool. Beitr.* **15**, 159–177.
- ZIMMERMANN, K. (1962): Die Untergattungen der Gattung *Apodemus* Kaup. *Bonn. Zool. Beitr.* **13**, 138–208.

*Anschrift des Verfassers:* Dr. HUBERT GEMMEKE, Zoologisch und Vergleichend Anatomisches Institut der Universität Bonn, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mammalian Biology \(früher Zeitschrift für Säugetierkunde\)](#)

Jahr/Year: 1979

Band/Volume: [45](#)

Autor(en)/Author(s): Gemmeke Hubert

Artikel/Article: [Proteinvariation und Taxonomie in der Gattung Apodemus \(Mammalia, Rodentia\) 348-365](#)